om The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

Über die Verbreitung der Lichtsinnesorgane der Laubblätter

von

G. Haberlandt,
w. M. k. Akad.

(Mit 1 Tafel.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 9. Juli 1908.)

Das Wesentliche meiner Auffassung der oberseitigen Laubblattepidermis als Lichtsinnesepithel besteht bekanntlich in der Annahme, daß durch geeignete Einrichtungen auf den Innenwänden der Epidermiszellen, die von den lichtempfindlichen Plasmahäuten bedeckt sind, bei senkrechter Beleuchtung eine zentrische, bei schräger eine exzentrische Intensitätsverteilung des Lichtes erzielt wird, wodurch das Blatt ein Mittel zur Verfügung hat, sich über die Richtung des einfallenden Lichtes genau zu orientieren.

Ich habe hiernach zwei Haupttypen der Laubblattepidermis unterschieden. Beim Typus der glatten Epidermis sind die Außenwände mehr minder eben, die Innenwände aber gegen das Assimilationsgewebe zu vorgewölbt. Beim Typus der papillösen Epidermis dagegen sind die Außenwände vorgewölbt, die Innenwände eben. Durch die Vorwölbung der Außenwände werden die Epidermiszellen zu Sammellinsen, die sehr große Lichtintensitätsunterschiede auf den Innenwänden herstellen. Sehr häufig sind beide Typen miteinander kombiniert, was für die Perzeption der Lichtrichtung nur von Vorteil ist.

Bereits in meiner Hauptarbeit habe ich auf die große Verbreitung der papillösen Laubblattepidermis, die den vollkommeneren Typus darstellt, hingewiesen und die verschiedenen

om The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

Variationen in der Konstruktion epidermaler Sammellinsen eingehend besprochen. Sodann hat Sperlich[1] in einer sorgfältigen Arbeit bei sämtlichen untersuchten Blättern tropischer Gelenkpflanzen,[2] soweit die Spreiten als euphotometrisch angesehen werden konnten, auf der Oberseite derselben Einrichtungen beobachtet, durch welche bestimmte, mit der Lichtrichtung sich ändernde Beleuchtungsverhältnisse erzielt werden. Diese Einrichtungen gehören den von mir beschriebenen beiden Typen der Laubblattepidermis an. Besonders die Blätter von Kletterpflanzen sind fast ausnahmslos mit wirksamen Strahlensammlern versehen (Dioscoraceen, Menispermaceen, *Faradaya*, *Paramignya*).

Bald danach hat Seefried[3] seine Beobachtungen über die Verbreitung der Lichtsinnesorgane der Laubblätter bei einheimischen Schattenpflanzen, respektive Schattenformen veröffentlicht. Bei allen 60 untersuchten Arten konnten die von mir beschriebenen optischen Einrichtungen zur Lichtperzeption nachgewiesen werden. Bei 8 Arten sind die Epidermiszellen nach dem I., bei 2 nach dem II. Typus gebaut; bei 33 sind beide Typen kombiniert (III. Typus nach Seefried). Die übrigen Arten weisen an den Außenwänden der Epidermiszellen spezielle Einrichtungen zur Lichtkonzentration auf.

Diesen Angaben gegenüber muß es einigermaßen überraschen, wenn G. Albrecht[4] in seiner vor kurzem erschienenen Inauguraldissertation behauptet, daß, von einigen Ausnahmen abgesehen, bei den von ihm untersuchten Blättern besondere Einrichtungen zur Perzeption der Lichtrichtung nicht zu beobachten waren, obgleich sich unter denselben solche von ausgesprochenen Schattenpflanzen befanden und auch sonst

---

[1] Ad. Sperlich. Die optischen Verhältnisse in der oberseitigen Blattepidermis tropischer Gelenkpflanzen. Diese Sitzungsberichte, 116. Bd. (1907).

[2] Dieselben wurden von Prof. Heinricher auf Java gesammelt.

[3] F. Seefried, Über die Lichtsinnesorgane der Laubblätter einheimischer Schattenpflanzen. Diese Sitzungsberichte, 116. Bd. (1907).

[4] Georg Albrecht, Über die Perzeption der Lichtrichtung in den Laubblättern. Inauguraldissertation der Universität Berlin, 1908. Vgl. auch die gleichbetitelte vorläufige Mitteilung Albrecht's in den Berichten der deut. botan. Ges. 1908, p. 182 ff.

om The Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/ www.biol

immer nur Schattenblätter mit ausgeprägter fixer Lichtlage zur Untersuchung kamen.[1] Weder beim Linsenversuch noch bei der Untersuchung von Flächen- und Querschnitten ließen sich vorgewölbte Außenwände oder andere auf Lichtkonzentration abzielende Einrichtungen nachweisen. Die von Albrecht mitgeteilte Liste umfaßt 31 Arten (aus 25 Gattungen); Details werden nicht mitgeteilt.

Ich habe nun die Blätter dieser Pflanzenarten einer Nachuntersuchung unterworfen, die folgende Ergebnisse geliefert hat.[2]

Von den 6 **Ribes**-Arten, die Albrecht anführt, wurden 3 untersucht. Bei *Ribes nigrum* gelingt der Linsenversuch mit der oberseitigen Blattepidermis sehr gut. Querschnitte durch das lebende Blatt lassen die ausgesprochene Vorwölbung der Außenwände erkennen. An Alkoholmaterial sind alle Epidermiszellen ziemlich stark vorgewölbt. Ebenso verhalten sich *R. rubrum* (Fig. 4) und *sanguineum*.

Robinia pseudoacacia. Zunächst wäre von Albrecht festzustellen gewesen, ob nicht die Gelenkpolster der Fiederblättchen in bezug auf die Perzeption der Lichtrichtung in ebenso hohem Grade autonom sind, wie die von *Phaseolus*.[3] Der Bau der oberseitigen Blättchenepidermis ermöglicht übrigens die Beeinflussung der Gelenkpolster seitens der Fiederblättchen; die Außenwände der sehr kleinen Epidermiszellen sind schön vorgewölbt. Der Linsenversuch gelingt vortrefflich.

Fagus silvatica. Die wellig konturierten Epidermiszellen enthalten reichlich Gerbstoff, wodurch das Lichtbrechungsvermögen des Zellinhaltes erhöht wird. Auf Querschnitten durch das lebende Blatt sind die Außenwände eben oder mäßig vorgewölbt. An Alkoholmaterial ist die Vorwölbung allgemein und stark ausgeprägt. Oft sind die Außenwände in ihrer Mitte schön papillös; an gegenüberliegender Stelle ist dann auch

---

[1] L. c., p. 14, resp. 183.

[2] Ich führe die einzelnen Arten in derselben Reihenfolge an, wie Albrecht, l. c., p. 15.

[3] Vgl. G. Haberlandt, Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter, Leipzig 1905, p. 23.

om The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

die Innenwand stark vorgewölbt. Der Linsenversuch gelingt sehr gut.

Rhamnus frangula. Zwischen den verschleimten Epidermiszellen befinden sich zahlreiche unverschleimte. In der Nähe der Mittelrippe besitzen diese schwach bis mäßig vorgewölbte Außen- und Innenwände. Sonst sind die Außenwände nur sehr schwach vorgewölbt oder eben, dafür wölben sich aber die Innenwände stark gegen das Assimilationsgewebe vor.

Sorbus torminalis. Die Außenwände der Epidermis sind fast vollkommen eben und mit nur wenigen, aber sehr kräftigen Cuticularleisten versehen. Die große Mehrzahl der Zellen besitzt verschleimte Innenwände (Fig. 3). Die Oberseite des Schleimpolsters ist meist eben. Zuweilen ist die Schleimmasse becherförmig, so daß in solchen Zellen die Lichtperzeption eben so gut erfolgen kann, wie in den ziemlich zahlreichen Epidermiszellen, deren Innenwände nicht verschleimt und stark gegen das Palisadengewebe vorgewölbt sind.

Sambucus nigra. Die mäßig gewellten Epidermiszellen besitzen auf Schnitten durch das frische Blatt nahezu ebene Außenwände; nur bei einzelnen Zellen, die intakt sind und turgeszieren, sind die Außenwände ansehnlich vorgewölbt. An Alkoholmaterial sind alle Epidermiszellen bikonvex, Außen- und Innenwände schön vergewölbt. Der Linsenversuch gelingt sehr gut.

Ulmus montana. Neben den gewöhnlichen Epidermiszellen kommen auch tief in das Assimilationsgewebe einspringende Schleimzellen vor. Die Außenwände der ersteren sind nur schwach vorgewölbt oder fast eben; dafür ist die Vorwölbung der Innenwände eine sehr ausgesprochene.

Quercus pedunculata. Eine Anzahl von Epidermiszellen ist verschleimt. Die Mehrzahl dagegen ist unverschleimt und besitzt schwach bis mäßig vorgewölbte Außenwände. Auffallender ist die Vorwölbung der Innenwände. Der Linsenversuch gelingt in befriedigender Weise.

Tilia intermedia stand mir nicht zur Verfügung. Bei *T. grandiflora* kommen nach meinen früheren Beobachtungen[1]

[1] Lichtsinnesorgane, p. 96, 97.

om The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

verschleimte und nicht verschleimte Epidermiszellen vor. Letztere sind bikonvex, indem auch die Außenwände vorgewölbt sind.

Betula alba besitzt auf der Blattoberseite nur verschleimte Epidermiszellen, was Albrecht ebenso entgangen zu sein scheint, wie der Umstand, daß ich die Art der Lichtperzeption bei Blättern, deren oberseitige Epidermen mit schleimig verdickten Innenwänden versehen sind, bereits früher[1] ausführlich erörtert habe. Ergänzend möchte ich hier noch hinzufügen, daß in ziemlich zahlreichen Epidermiszellen die Schleimpolster auf der oberen Seite nicht konvex sondern konkav sind, so daß die Lichtperzeption nach dem I. Typus ganz gut erfolgen kann.

Circaea lutetiana. Epidermiszellen groß, Seitenwände mäßig gewellt, Außen- und Innenwände schön vorgewölbt. Der Linsenversuch gelingt ausgezeichnet.

Impatiens parviflora ist bereits von Seefried (l. c., p. 14) untersucht worden, was Albrecht entgangen ist.[2] Die Epidermiszellen sind stark gewellt, die Außenwände vorgewölbt, so daß der Linsenversuch sehr gut gelingt. An manchen Zellen treten mehrere »Kuppen« auf, denen gegenüber die Innenwände stärker gegen die Palisadenschicht vorgewölbt sind. Beim Linsenversuch entsteht dann über jedem größeren Ast der sternförmigen Epidermiszelle ein Zerstreuungskreis.

Epimedium alpinum. Epidermiszellen klein, gewellt. Auf Querschnitten durch das frische Blatt sind die Außenwände auffallend eben, desgleichen die Innenwände. Untersucht man Alkoholmaterial, so sind die Zellwände mehr minder vorgewölbt. Der Linsenversuch gelingt befriedigend. Bei hoher Einstellung erscheinen die Bildchen des Fensterkreuzes; die Linsenwirkung der Epidermiszellen ist sonach zweifellos.

Chelidonium majus. Die Epidermiszellen sind stark gewellt. Auf Querschnitten durch das frische Blatt sind die meisten Zellen sehr niedrig, die Außen- und Innenwände fast eben. Dazwischen sieht man einzelne bikonvexe, oft auffallend stark vorgewölbte Epidermiszellen (Fig. 5). Man denkt zunächst

[1] Lichtsinnesorgane, p. 95 ff.

[2] Albrecht hat offenbar weder die Arbeit von Seefried noch jene von Sperlich gekannt.

om The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

an »Ocellen«. Untersucht man aber Alkoholmaterial, dann sind alle Zellen mit ziemlich stark vorgewölbten Außenwänden versehen; die Innenwände sind eben oder gleichfalls vorgewölbt. — Wenn man die Epidermis abzieht, was leicht gelingt, so fällt der Linsenversuch negativ oder sehr mangelhaft aus. Nur einzelne Zellen zeigen das helle Mittelfeld und die dunkle Randzone. Wenn aber die Epidermis nicht abgezogen, sondern durch einen scharfen Schnitt abgetragen wird, die einzelnen Zellen also nicht verzerrt werden, so gelingt der Linsenversuch vortrefflich. Bei entsprechend hoher Einstellung erscheinen die Bildchen des Fensterkreuzes.

Phyteuma spicatum. Epidermiszellen bikonvex; Außenwände entweder stark sphärisch vorgewölbt oder in der Mitte mit kleinen Papillen versehen (Fig. 7). Diese weisen am Scheitel gewundene, an den Seiten radial verlaufende Cuticularleisten auf. Die Linsenfunktion der Papillen wird dadurch nicht nennenswert beeinträchtigt. Beim Linsenversuch sieht man auf den Innenwänden die scharf umschriebenen hellen kleinen Mittelfelder (d. h. die Bildchen der Blendenöffnung) umgeben von der breiten dunklen Randzone. Die Epidermis ist sonach zur Perzeption der Lichtrichtung besonders gut geeignet.

Stachys silvatica ist bereits von Seefried (l. c., p. 26) untersucht worden. Die Epidermiszellen sind bikonvex oder sie besitzen in der Mitte der Außenwand noch eine flache Papille (»Kuppe«), die stark lichtkonzentrierend wirkt. Der Linsenversuch gelingt dementsprechend sehr gut.

Stachys palustris. Zu beiden Seiten der Mittelrippe befinden sich zwei 10 bis 12 Zellen breite Längsstreifen, in denen die Epidermiszellen groß, relativ hoch und mit stark vorgewölbten Außenwänden versehen sind; auch die Innenwände sind vorgewölbt (Fig. 8). Die übrigen Epidermiszellen erscheinen weniger hoch und besitzen mäßig vorgewölbte Außen- und Innenwände (Fig. 9). Der Linsenversuch gelingt mit allen Epidermiszellen vortrefflich, besonders schön natürlich mit den Zellen zu beiden Seiten der Mittelrippe.

Crataegus coccinea. Die Epidermisaußenwände sind eben oder nur ganz schwach vorgewölbt und mit sehr dichten, geschlängelten Cuticularleisten versehen (Fig. 6). Der Linsen-

om The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

versuch gelingt sonach nicht oder nur mangelhaft. Dagegen sind die Innenwände in sehr gleichmäßiger Weise und ziemlich stark vorgewölbt: I. Typus.

Cornus sanguinea. Die Außen- und Innenwände der Epidermiszellen sind mäßig vorgewölbt und meist mit zahlreichen, dichten Cuticularleisten versehen, die sich häufig über die Zellgrenzen hinwegziehen. Wie bei *Acer pseudoplatanus*[1] kommen zwischen diesen gewöhnlichen Epidermiszellen inselförmige Zellgruppen aus 5 bis 20 Zellen bestehend vor, die vollkommen glatte Außenwände besitzen (Fig. 2). Der Linsenversuch gelingt mit diesen Zellgruppen ungleich besser, als mit den gewöhnlichen, Cuticularleisten besitzenden Epidermiszellen.

Viburnum lantana. Die Außenwände der Epidermiszellen sind mäßig oder stark vorgewölbt. In letzterem Falle sind auch die Innenwände stärker ausgebaucht. Der Linsenversuch gelingt trotz der starken Fältelungen der Cuticula sehr gut. Einzelne Gruppen von Epidermiszellen, die hauptsächlich über Gefäßbündelenden oder Knoten des Bündelnetzes liegen, besitzen eine ganz oder nahezu glatte Cuticula.

Spiraea opulifolia. Epidermiszellen wellig konturiert. Außen- und Innenwände mehr minder vorgewölbt. Der Linsenversuch gelingt ganz gut.

Malva neglecta. Epidermiszellen gewellt, relativ hoch, Außen- und Innenwände auf Schnitten durch das frische Blatt unregelmäßig vorgewölbt, erstere oft eben. Bei Verwendung von Alkoholmaterial sind die Außen- und Innenwände aller Zellen gleichmäßig vorgewölbt. Der Linsenversuch gelingt sehr gut.

Aconitum Napellus. Epidermiszellen groß, hoch, schwach gewellt. Außenwände mehr minder vorgewölbt, desgleichen die Innenwände; die Vorwölbung der letzteren ist oft sehr stark (Fig. 1). Der Linsenversuch gelingt sehr gut.

Ranunculus aconitifolius. Die Außenwände der Epidermiszellen sind mäßig, die Innenwände mäßig bis stark vorgewölbt. Der Linsenversuch gelingt trotz des körnigen Wachsüberzuges befriedigend.

---

[1] Vgl. G. Haberlandt, Lichtsinnesorgane, p. 105.

om The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

Convolvulus sepium. (*Calystegia sepium* R. Br.) Die Blätter dieser Pflanze sind bereits von Seefried (l. c., p. 23) untersucht worden. Die mit starken Cuticularleisten versehenen Außenwände sind nicht bedeutend vorgewölbt, so daß beim Linsenversuch die dunkle Randzone ziemlich schmal erscheint. »Im großen und ganzen entspricht der Bau der Zellen dem III. Typus« (d. h. auch die Innenwände sind vorgewölbt).

Potentilla silvestris. Die große Mehrzahl der Epidermiszellen besitzt verschleimte Innenwände, die stark in das Palisadengewebe einspringen. Eine Anzahl von Epidermiszellen ist unverschleimt, ihre Innenwände sind stark vorgewölbt. Da die Außenwände eben sind, gehören die Zellen dem I. Typus an.

Von den 28 untersuchten Arten sind demnach alle mit den von mir beschriebenen Einrichtungen zur Perzeption der Lichtrichtung versehen; bei 22 Arten sind die Außenwände mehr oder minder vorgewölbt, die Zellen fungieren als Sammellinsen; meist sind auch die Innenwände vorgewölbt. Bei 6 Arten sind die Außenwände eben, dafür wölben sich aber die Innenwände meist sehr ansehnlich gegen das Assimilationsgewebe vor. Es ist also vollkommen unrichtig und beruht auf mangelhafter Beobachtung, wenn Albrecht auf Grund der mikroskopischen Untersuchung der angeführten Pflanzenarten behauptet, »daß unsere einheimischen Pflanzen sich mit der gewöhnlichen Form, welche Haberlandt als unvollkommenste und zur Lichtperzeption schlecht geeignete bezeichnet, begnügen« (l. c., p. 17). Oder wenn er an anderer Stelle (p. 42) sagt, »daß die Mehrzahl unserer Waldbäume und Schattenpflanzen nicht gewölbte Außen- und Innenwände besitzen und doch eine ausgeprägte Lichtlage einzunehmen imstande sind«. Albrecht hat sich bei einer Anzahl der von ihm untersuchten Arten offenbar durch den Umstand täuschen lassen, daß auf Querschnitten durch das frische Blatt die elastisch gedehnten Außenwände der angeschnittenen Epidermiszellen kontrahiert und eben sind und nur im turgeszenten Zustand oder nach Fixierung mit Alkohol die Vorwölbung erkennen lassen. Bei genauer Ausführung des Linsenversuches hätte übrigens Albrecht auf diesen Umstand aufmerksam werden müssen.

om The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

Auch durch zu flüchtiges Studium meiner Hauptarbeit über die Lichtsinnesorgane der Laubblätter ist Albrecht irregeführt worden. Auf p. 10 seiner Dissertation behauptet er, daß ich vier Typen oder Stufen der Vollkommenheit im Bau der Epidermis unterscheide. »Die erste und am wenigsten leistungsfähige ist die mit nach außen ebenen, nach dem Palisadengewebe hin aber vorgewölbten Epidermiszellen. Die zweite besitzt Epidermiszellen, deren Außenwand stark vorgewölbt ist. Es ist dies die papillöse Epidermis der sogenannten »Sammetblätter«. Das ist ganz unrichtig. An keiner Stelle meines Werkes sage ich, daß die Epidermisaußenwände stark vorgewölbt sein müssen, wie bei den »Sammetblättern«, damit die Zellen als Sammellinsen fungieren können. Ausdrücklich wird vielmehr die Epidermis der Sammetblätter mit ihren steil kegelförmigen Papillen der gewöhnlichen papillösen Epidermis mit annähernd sphärisch vorgewölbten Außenwänden als besonderer Typus zur Seite gestellt (l. c., p. 60). Albrecht übersieht ganz, daß die Bezeichnung »papillös« von mir in viel weiterem Sinne aufgefaßt wird, als von Solereder[1], der nur dann von papillöser Epidermis spricht, wenn es sich um stark vorragende Papillen handelt. »Epidermiszellen mit stark nach außen vorgewölbten Außenwänden« bezeichnet Solereder nur als »subpapillös«. Indem sich nun Albrecht an die Solereder'sche Definition der papillösen Epidermis statt an die meine hält, kommt er zu Aussprüchen, die mit meinen Angaben natürlich im Widerspruche stehen. So z. B. auf p. 12, wo er sagt: »Auch Blätter des zweiten Typus, also mit papillöser Epidermis, habe ich wenig gefunden.« Hätte Albrecht meine Auseinandersetzungen auf p. 46 bis 65 meiner Arbeit nur halbwegs genau gelesen, so wäre ein solch sonderbares Mißverständnis leicht vermieden worden.

Mit diesem Mißverständnis hängt es auch zusammen, daß Albrecht gegen meine Auffassung u. a. die Beobachtung Fellerer's[2] anführt, wonach von 282 *Begonia*-Arten, die er

[1] Solereder, Systematische Anatomie der Dikotyledonen, Stuttgart 1899, p. 906.

[2] Beiträge zur Anatomie und Systematik der Begoniaceen, Inaug.-Dissert., München 1892.

om The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

untersucht hat, nur ungefähr der achte Teil auf der Blattoberseite eine papillöse Epidermis besitzt. Fellerer hat eben als Schüler Radlkofer's und Solereder's die papillöse Epidermis im Sinne des letzteren aufgefaßt. Die Anzahl der *Begonia*-Arten mit vorgewölbten Epidermisaußenwänden ist aber zweifellos eine weit größere, als Fellerer angibt. Ob es überhaupt Begonien mit vollkommen ebenen Epidermisaußenwänden gibt, möchte ich bezweifeln. Albrecht führt als solche *Begonia vulcan, B. metallica* und *B. crederi* an. Ich habe nur *Begonia metallica* nachuntersucht und dabei folgendes gefunden.

Auf dünnen Querschnitten durch das frische Blatt besitzt die obere Epidermis anscheinend ebene oder nur ganz schwach vorgewölbte Außenwände. Untersucht man etwas dickere Schnitte und stellt man nicht auf die obersten, angeschnittenen Zellen, sondern etwas tiefer auf zweifellos intakte Zellen ein, so sieht man, daß die Außenwände zwar nicht stark, doch immerhin ganz deutlich vorgewölbt sind. Sehr schön läßt sich auch die papillöse Beschaffenheit der Epidermis mit Hilfe des binokularen Mikroskopes von Zeiss (Objektivpaar a_3, Okulare 4, Vergr. 64) bei schräg auffallendem Licht beobachten.

Diesem Befunde entspricht auch der Linsenversuch, der ganz gut gelingt. Bei genügend hoher Einstellung erscheint über jeder Epidermiszelle das Bildchen des Fensterkreuzes. Nach Entfernung der Zylinderblende sieht man bei schiefer Beleuchtung am einen Rand der Zelle einen breiten dunklen Saum, auf der anderen Seite das bis zur Zellgrenze herangerückte helle Mittelfeld.

Unter der oberen Epidermis befindet sich ein einschichtiges großzelliges Wassergewebe, dessen radiale Wände längs der Zellkanten kollenchymatisch verdickt sind. Die Innenwände der Wassergewebszellen sind gegen das Assimilationsgewebe mehr minder vorgewölbt, so daß auch hier die Lichtrichtung perzipiert werden kann. —

Bei *Acer pseudoplatanus* und *A. tataricum* habe ich seinerzeit[1] auf der Blattoberseite inselförmige Gruppen von Epidermiszellen gefunden, deren Außenwände anscheinend

[1] Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter, p. 105, 106.

om The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

nicht stärker vorgewölbt sind als sonst, die sich aber vor den gewöhnlichen Epidermiszellen mit ihren starken Cuticularleisten durch vollkommen glatte Außenwände auszeichnen. Der Linsenversuch gelingt mit diesen Zellgruppen um vieles besser als mit den gewöhnlichen Epidermiszellen; ich habe sie deshalb als Ocellen bezeichnet.

Bei *Acer platanoides* sind die gewöhnlichen Epidermiszellen verschleimt, ihre Außenwände mit starken Cuticularleisten versehen. Die über den Gefäßbündeln gelegenen Epidermiszellen sind nicht verschleimt, ihre Außenwände sind vorgewölbt und besitzen Cuticularleisten. Über zahlreichen Knotenpunkten des Gefäßbündelnetzes fehlen die Cuticularleisten, dementsprechend gelingt hier der Linsenversuch besonders gut.

Albrecht (l. c., p. 43) hat die vorstehend beschriebenen Differenzierungen bei keiner der von ihm untersuchten *Acer*-Arten beobachten können. Ich habe deshalb heuer eine Nachuntersuchung vorgenommen, die folgendes ergeben hat.

Bei *Acer tataricum*, das Albrecht nicht untersucht hat, habe ich die meist aus 5 bis 10 Zellen bestehenden Ocellen in sehr schöner Ausbildung und großer Anzahl wiedergefunden. Die Außenwände ihrer Zellen sind vollkommen glatt, der Linsenversuch gelingt ausgezeichnet und läßt die Ocellen besonders deutlich hervortreten.

Bei *Acer pseudoplatanus* sind die glattwandigen Epidermiszellgruppen gleichfalls vorhanden, doch treten sie etwas seltener auf als gelegentlich meiner ersten Untersuchung und bestehen meist nur aus 2 bis 3 Zellen; oft sind diese Ocellen nur einzellig. Da ich dieselben Bäume des botanischen Gartens untersucht habe, wie vor vier Jahren, so hat es den Anschein, als ob äußere Umstände den Grad der Ausbildung der ocellenartigen Zellgruppen beeinflussen würden. Vielleicht hat das abnorm heiße und trockene Wetter im Mai und Juni l. J. die Ausbildung von Cuticularleisten besonders begünstigt. Ich neige um so mehr zu dieser Ansicht, weil heuer auch bei *Acer platanoides* die über den Knotenpunkten des Gefäßbündelnetzes befindlichen Epidermiszellen, die seinerzeit glatt waren, mit Cuticularleisten versehen sind.

om The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

Übrigens ist zu bemerken, daß an jungen, noch nicht ausgewachsenen Blättern von *Acer platanoides* die oberseitige Epidermis noch nicht verschleimt ist, mäßig vorgewölbte Außenwände mit noch ganz zarten Cuticularleisten besitzt, einen stark lichtbrechenden Zellinhalt aufweist und beim Linsenversuch sich als vollkommen geeignet erweist, die Perzeption der Lichtrichtung zu übernehmen. Bei *Acer pseudoplatanus* sind übrigens auch die gewöhnlichen Epidermiszellen des ausgewachsenen Blattes dank ihrer Vorwölbung und trotz der Cuticularleisten geeignet, als Sammellinsen zu fungieren.

Daß der bei verschiedenen *Acer*-Arten — am schönsten bei *Acer tataricum* — ausgeprägte Typus von lokalisierten Lichtsinnesorganen auch bei anderen Pflanzen vorkommt, lehrt das Laubblatt von *Viburnum lantana* und *Cornus sanguinea*. (Siehe oben, p. 627.) Auch bei *Cornus Amomum* Mill. habe ich ihn beobachtet. Bei dieser Art sind auch die Außenwände der kleinen, rosettenförmig um die Fußstücke der frühzeitig absterbenden Haare gelegenen »Nebenzellen« frei von Cuticularleisten und stärker vorgewölbt, so daß beim Linsenversuch die Bildchen der Blendenöffnung und des Fensterkreuzes besonders auffallen.

Soweit ich die Sachlage überblicke, darf ich demnach behaupten, daß bis jetzt kein Fall bekannt geworden ist, in dem einem transversal-heliotropischen Laubblatte die von mir, Sperlich, Seefried und neuestens von Gaulhofer[1] beschriebenen Einrichtungen zur Perzeption der Lichtrichtung vollkommen fehlen würden. Mindestens eine von diesen Einrichtungen ist stets vorhanden.[2]

[1] K. Gaulhofer, Die Perzeption der Lichtrichtung im Laubblatte mit Hilfe der Randtüpfel, Randspalten und der windschiefen Radialwände. Diese Sitzungsberichte, 117. Bd., 1908.

[2] Albrecht hat aus Solereder's »Systematischer Anatomie der Dikotylen« eine Menge von Angaben zusammengetragen, die sich auf das Vorkommen von Papillen etc. auf den Blattunterseiten, in Blattrillen, auf Stengeln, bei aphotometrischen Blättern und chlorophyllosen Wurzelparasiten beziehen. Da die Papillen etc. in diesen Fällen sicher nicht der Lichtperzeption dienen,

om The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

Damit soll selbstverständlich nicht gesagt sein, daß durch meine Arbeiten, sowie durch die der obgenannten Autoren die Mannigfaltigkeit jener optisch wirksamen Einrichtungen, die die Perzeption der Lichtrichtung im Laubblatte auf Grund von Helligkeitsunterscheiden ermöglichen, bereits erschöpfend dargestellt sei. Insbesondere gilt dies für streng lokale Einrichtungen. So hat Albrecht in seiner Dissertation (p. 45) darauf aufmerksam gemacht, daß im Blatte von *Morus alba* die Cystolithen als Sammellinsen wirken. »Man wird aber nicht annehmen wollen, daß dies Lichtsinnesorgane seien.« Ich will diesen nicht uninteressanten Fall zum Schlusse kurz besprechen.

Cystolithenzellen werden im allgemeinen zur Perzeption der Lichtrichtung aus dem Grunde wenig oder gar nicht geeignet sein, weil in der Regel die warzige Oberfläche der Cystolithen zu sehr lichtzerstreuend wirkt. Bei *Morus alba* liegen aber die Verhältnisse günstiger. (Fig. 10, 11.) Die epidermalen Cystolithenzellen der Blattoberseite sind von fast kugeliger Gestalt. Der Cystolith ist ein warzenloser, glatter zylindrischer oder ovoidischer Zapfen, stiellos oder mit einem sehr kurzen und dicken Stiele versehen. Die verkieselte Außenwand der Zelle ist genau über dem Cystolithen schön

so muß man, meint Albrecht, den Analogieschluß ziehen, daß sie auch auf den Blattoberseiten mit der Lichtperzeption nichts zu tun haben (l. c , p. 26). Ich will auf diese sonderbare Schlußfolgerung nicht näher eingehen, sondern nur kurz darauf hinweisen, daß ich bereits in meiner Hauptarbeit (l. c., p. 125) ausdrücklich auf das häufige Vorkommen von Epidermispapillen aufmerksam machte, die verschiedenen anderen Zwecken dienen. Wenn man deshalb ihre Bedeutung für die Lichtperzeption leugnen wollte, so könnte man mit gleichem Rechte auch behaupten, daß die Stärkekörner in den Wurzelhauben und Stärkescheiden aus dem Grunde nicht als Statolithen fungieren können, weil sie in so vielen anderen Zellen und Geweben mit der Perzeption des Schwerkraftreizes nichts zu tun haben. — Was ferner Albrecht über den Anpassungscharakter der von mir beschriebenen Struktureigentümlichkeiten sagt, beweist nur, daß er das hierauf bezügliche Kapitel in meinem Buche (l. c., p. 122, »Die anatomischen Merkmale der Lichtsinnesorgane als Anpassungen«) gar nicht oder nur sehr flüchtig gelesen hat. — Die Benetzungsversuche Albrecht's werde ich bei späterer Gelegenheit besprechen. Über den Bau der oberseitigen Epidermis von Sonnen- und Schattenblättern in bezug auf die Lichtperzeption wird Herr K. Gaulhofer sich eingehender äußern.

om The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

sphärisch vorgewölbt. Man schließt sofort, daß sich diese Cystolithen sehr gut zur Lichtkonzentration eignen müssen. In der Tat hat schon Albrecht beim Linsenversuch in den Cystolithenzellen ein »besonders schönes, helles Mittelfeld« beobachtet. Da aber der Brennpunkt des Cystolithen gewöhnlich in das Zellumen hineinfällt, so erscheint auf der Innenwand nur ein Zerstreuungskreis.

Es steht also gar nichts der Annahme entgegen, daß bei *Morus alba* die Cystolithenzellen lokale Lichtsinnesorgane seien. Ob jene Abänderungen in der Gestalt und Oberflächenbeschaffenheit der Cystolithen, wodurch diese zur Lichtsammlung geeignet werden, als Anpassungen an die Lichtperzeption aufzufassen sind, muß freilich dahingestellt bleiben. Die Außenwände der gewöhnlichen Epidermiszellen sind eben, die Innenwände vorgewölbt. Das Blatt ist also behufs Perzeption der Lichtrichtung jedenfalls nicht auf die Cystolithenzellen allein angewiesen.

Schon in meiner Hauptarbeit[1] habe ich darauf hingewiesen, daß nicht nur die Epidermis mit ihren Anhangsgebilden, sondern auch subepidermale Zellen in den Dienst lokaler Lichtperzeption treten und zweckentsprechende Umgestaltungen erfahren können. Denn der Grundgedanke meiner Theorie der Perzeption der Lichtrichtung im Laubblatte besteht ganz allgemein darin, daß durch bestimmte Struktureigentümlichkeiten hervorgerufene Unterschiede in der Beleuchtung der lichtempfindlichen Plasmahäute als Mittel zur Perzeption der Lichtrichtung betrachtet werden. Diese Plasmahäute müssen nicht unbedingt der Epidermis angehören, wenn dies auch aus naheliegenden Gründen gewöhnlich der Fall ist. Unter gewissen Voraussetzungen könnten z. B. auch die Palisadenzellen der Lichtperzeption dienen. Bisher ist aber noch von keiner Seite auch nur der Versuch gemacht worden, meine Theorie der Lichtperzeption in ihrer speziellen Anwendung auf die oberseitige Blattepidermis durch eine andere, bessere zu ersetzen.

[1] Lichtsinnesorgane, p. 119.

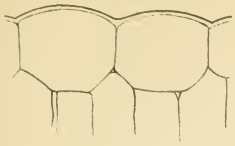
om The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

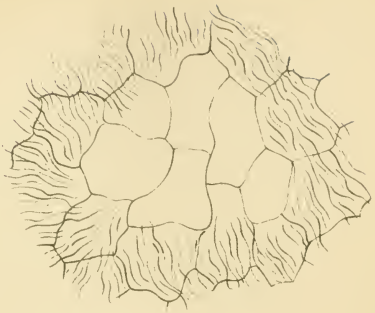
Erklärung der Abbildungen.

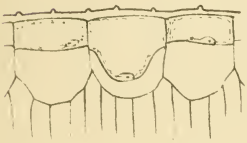
Fig. 1. Epidermiszellen der Blattoberseite von *Aconitum Napellus*.
Fig. 2. Epidermiszellgruppe ohne Cuticularleisten (Ocell) auf der Blattoberseite von *Cornus sanguinea*.
Fig. 3. Epidermiszellen mit verschleimten Innenwänden auf der Blattoberseite von *Sorbus torminalis*.
Fig. 4. Obere Blattepidermis von *Ribes rubrum* (Alkoholmaterial).
Fig. 5. Epidermiszellen der Blattoberseite von *Chelidonium majus* (Querschnitt durch ein frisches Blatt).
Fig. 6. Epidermiszellen der Blattoberseite von *Crataegus coccinea*.
Fig. 7. Epidermiszellen der Blattoberseite von *Phyteuma spicatum* mit kleinen Papillen.
Fig. 8. und 9. Epidermiszellen der Blattoberseite von *Stachys palustris*.
Fig. 10. und 11. Cystolithenzellen von *Morus alba*.

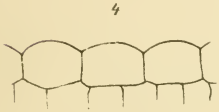
om The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

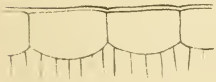
om The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

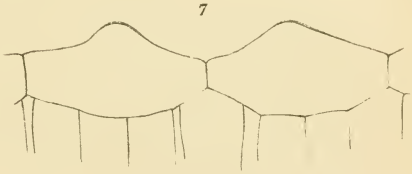


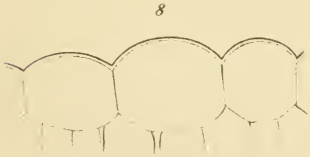


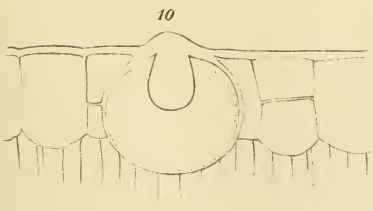


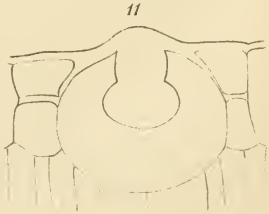












G. Haberlandt del. Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien.